Bulletin de la Société entomologique de France, **116** (4), 2011 : 469-482.

Les derniers segments du gastre et les genitalia mâles de quelques espèces du genre *Ceropales* (Hymenoptera, Pompilidae)

par Jacques BITSCH

30 rue du lac d'Oô, F – 31500 Toulouse <colette.bitsch@orange.fr>

Résumé. – Le présent article propose une description détaillée et une interprétation morphologique des derniers tergites et sternites du gastre, ainsi que des différentes pièces qui composent les genitalia mâles externes (gonocoxites, volselles, aedeagus) de six espèces de *Ceropales* : *C. bipartita mediterranea, C. cribrata, C. helvetica, C. maculata, C. pygmaea* and *C. variegata*. Ce genre a été choisi en raison de la position phylogénétique basale des Ceropalinae au sein des Pompilidae. Les structures génitales observées présentent une grande variabilité et fournissent ainsi des caractères taxonomiques importants au niveau des espèces.

Summary. – **Last segments of the gaster and male genitalia in some species of the genus *Ceropales* (Hymenoptera, Pompilidae)**. The present paper provides a detailed description and a morphological interpretation of the last gastral tergites and sternites, and of the different parts of the male genitalia (gonocoxites, volsellae, aedeagus) in six species of the genus *Ceropales*: *C. bipartita mediterranea, C. cribrata, C. helvetica, C. maculata, C. pygmaea* and *C. variegata*. The genus *Ceropales* was chosen because of the presumed basal placement of the subfamily Ceropalinae within Pompilidae. The genital structures observed present a high variability in their form, relative size and chetotaxy, and so provide features of great taxonomic relevance at species level.

Keywords. – Hymenoptera, Pompilidae, Ceropalinae, morphology, gaster, male genitalia.

Les caractéristiques morphologiques des structures génitales externes des mâles, en particulier de la plaque sous-génitale et de la capsule phallique, ont déjà été prises en compte par de nombreux spécialistes des Pompilidae, car ces structures se sont révélées être très utiles pour l'identification de nombreuses espèces et de certains genres. L'une des études les plus anciennes sur les "armures copulatrices" des Pompilidae a été réalisée par RADOSZKOVSKI (1889) qui a décrit ces structures dans plusieurs genres, notamment chez *Ceropales*. Parmi les nombreux autres spécialistes qui ont représenté les genitalia mâles de diverses espèces de Pompilidae, on peut citer : HAUPT (1927), SALMAN (1929), ARNOLD (1932, 1934a, b, 1935, 1936a, b), JUNCO (1942, 1961, 1963), BRADLEY (1944), GINER MARI (1945), EVANS (1949 à 1987), DREISBACH (1949, 1950a, b, 1952, 1953), TOWNES (1957), SCOBIOLA-PALADE (1963), PRIESNER (1966, 1967), WAHIS (1966, 1991), WOLF (1972), MÓCZÁR (1986a, b, 1987, 1988, 1989, 1991), SHIMIZU (1994) et SMISSEN (2003). Mais la plupart de ces études se bornent à représenter, de façon plus ou moins précise, les structures génitales mâles, d'après des observations faites à la loupe binoculaire, sans entrer dans le détail des diverses pièces qui les constituent. Seul SNODGRASS, dans son étude fondamentale de 1941 portant sur les genitalia mâles de l'ensemble des Hyménoptères, a décrit et interprété la morphologie des diverses pièces, prenant *Cryptocheilus unifasciatus* (Say) comme seul exemple pour la famille des Pompilidae.

Le présent travail propose une description détaillée et une interprétation morphologique des derniers segments du gastre et des genitalia mâles de six espèces du genre *Ceropales* Latreille, 1796. Ce genre a été choisi en raison de sa position phylogénétique particulière au sein des Pompilidae. Du fait de certaines caractéristiques structurales et de leur comportement (cleptoparasitisme de la plupart des espèces), les Ceropalinae ont été considérés par la plupart des spécialistes comme une sous-famille distincte au sein des Pompilidae. Dès 1889, RADOSZKOVSKI avait fait remarquer que "la forme de l'armure copulatrice [des *Ceropales*] n'a rien de commun avec les Pompilides", au point de placer ce genre dans une famille distincte,

celle des Ceropalidae. ARNOLD (1937) a représenté les genitalia mâles d'une espèce africaine de *Ceropales*, en faisant ressortir les difficultés d'homologuer les différentes pièces avec celles des autres Pompilidae. La révision mondiale du genre *Ceropales*, réalisée par MÓCZÁR (1986a, b, 1987,1988, 1989, 1990, 1991) fournit d'excellents dessins des plaques sous-génitales et des genitalia mâles de nombreuses espèces, mais sans chercher à interpréter et à homologuer les différentes structures.

L'analyse cladistique de SHIMIZU (1994) a conduit à un cladogramme faisant apparaître six groupes au sein des Pompilidae, ces groupes étant considérés comme des sous-familles. Dans ce cladogramme, les Ceropalinae occupent une position basale et apparaissent comme groupe-frère de l'ensemble des Notocyphinae + [Pepsinae + Ctenocerinae + Epipompilinae + Pompilinae]. Selon Shimizu, la monophylie des Ceropalinae est soutenue par plusieurs synapomorphies. Dans un article ultérieur, SHIMIZU *et al.* (1998) signalent un caractère propre aux Ceropalinae (à l'exception de deux espèces) et considéré comme plésiomorphe : la présence de soies apicales sétiformes, non lancéolées, à la face ventrale du dernier article des tarses postérieurs des femelles. L'analyse réalisée par PITTS *et al.* (2006) conduit à subdiviser les Pompilidae en seulement quatre sous-familles, mais les Ceropalinae occupent encore une position basale comme groupe-frère de l'ensemble des autres Pompilidae. Ces analyses pourraient justifier la subdivision des Pompiloidea en deux familles : les Ceropalidae et les Pompilidae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a porté sur six espèces du genre *Ceropales* réparties en trois sous-genres :

– *C.* (*Ceropales*) *bipartita mediterranea* Móczár, 1987 (= *C. albicincta mediterranea* Móczár). 5 ♂, dont 2 provenant du sud de la France (département de l'Aude), 2 d'Espagne et 1 du Portugal ; faute de matériel, les genitalia de l'espèce *C. albicincta* (Rossius) n'ont pas été examinés ;
– *C.* (*Ceropales*) *helvetica* Tournier, 1889. 3 ♂, 2 provenant de France (département du Lot), 1 d'Espagne ;
– *C.* (*Ceropales*) *maculata* (Fabricius, 1775). 5 ♂ provenant de France (3 du département de l'Aude, 2 du Lot) ;
– *C.* (*Ceropales*) *variegata* (Fabricius, 1798). 3 ♂ provenant de France (1 de Dordogne, 2 du Gers) ;
– *C.* (*Bifidoceropales*) *pygmaea* Kohl, 1879. 1 ♂ provenant du sud de la France (département du Gard) ;
– *C.* (*Hemiceropales*) *cribrata* Costa, 1881. 4 ♂ provenant de France (2 du Gers, 1 de l'Hérault, 1 du Lot).

A titre de comparaison, les genitalia mâles de l'espèce *Irenangelus lucidus* Evans, 1969, provenant de Guyane française, ont également été examinés, le genre *Irenangelus* étant généralement rapporté aux Ceropalinae. Si on admet la subdivision des Pompiloidea en deux familles, Ceropalidae et Pompilidae, *Irenangelus* serait à mettre à part (R. Wahis comm. pers.).

Les *Ceropales* étudiés proviennent de ma collection. Après ramollissement des insectes, les derniers segments ont été détachés et traités par une solution de potasse caustique. Après lavage puis déshydratation, les pièces disséquées ont été montées au baume du Canada et les préparations examinées à l'aide d'un microscope Wild M5 équipé d'un tube à dessin. Les figures définitives, faites à l'encre de Chine, puis scannées et combinées à l'aide d'un logiciel Adobe Photoshop, ont été parfois légèrement simplifiées à partir de nombreux dessins originaux.

Abréviations utilisées dans les figures. – **ab**, anneau basal ; **aed**, aedeagus ; **ap**, apodème basal de l'aedeagus ; **apv**, apophyse ventrale de l'anneau basal ; **bm**, baguette médiane de l'aedeagus ; **br**, brosse de soies ou de filaments cuticulaires ; **crv**, crête volsellaire ; **cu**, cuspis ; **di**, digitus ; **ep**, épines ; **gx**, gonocoxite ; **HT 8**, hémitergite 8 du gastre ; **ldg**, lobe distal du gonocoxite ; **li**, lobe interne du lobe distal du gonocoxite ; **lmv**, lobe médio-ventral du gonocoxite ; **lvg**, lobe ventral du gonocoxite ; **p**, peigne d'épines ; **pyg**, pygostyle ; **S 6**, **7**, **8**, sternites du gastre ; **spg**, spiculum gastrale ; **spn**, spinule ; **stg**, stigmate ; **T 7**, **8**, tergites du gastre ; **vol**, corps volsellaire ; **vp**, valve pénienne.

RÉSULTATS

Derniers tergites et derniers sternites du gastre

Le dernier tergite apparent est le tergite 7 (correspondant au segment abdominal VIII si on tient compte du fait que le premier segment abdominal est incorporé au thorax pour former le propodeum). C'est une plaque transverse bien développée, normalement repliée sur les côtés qui portent la dernière paire de stigmates. Son bord distal (postérieur) peut être largement échancré au milieu, ou présenter une échancrure médiane plus profonde ou plus étroite, par exemple chez *C. pygmaea* et chez *C. variegata* (fig. 25, 31).

Le tergite 8 (tergite abdominal IX), beaucoup plus étroit, est presque entièrement caché sous le tergite précédent, de sorte que son examen nécessite une dissection préalable. Il apparaît le plus souvent composé de deux parties symétriques, les hémitergites 8, soudés sur la ligne médiane. Une grande partie des hémitergites 8 est membraneuse ou faiblement sclérifiée, seuls les bords latéraux forment une baguette longitudinale sclérifiée, parfois dédoublée. A leur extrémité distale, les sclérites latéraux du tergite 8 portent chacun un lobe arrondi, généralement pigmenté et muni de soies, le pygostyle, qui dépasse à l'arrière du tergite 7.

Selon les espèces de *Ceropales*, le tergite 8 présente d'importantes modifications. Chez *C. bipartita mediterranea* (fig. 1), les hémitergites sont couverts de minuscules spinules et leur bord apical médial porte un groupe de soies incurvées vers le plan médian, tandis que leur base se prolonge par un court apodème arqué, faiblement sclérifié. Le pygostyle est de forme ovale allongée, munie de courtes soies sur toute sa surface. La constitution du tergite 8 de *C. cribrata* est particulière (fig. 7) : chaque hémitergite porte, outre une forte baguette latérale, une aire médiale brune munie d'une brosse de longs filaments dirigés obliquement vers le plan médian. Un examen à fort grandissement montre que ces filaments ne sont pas

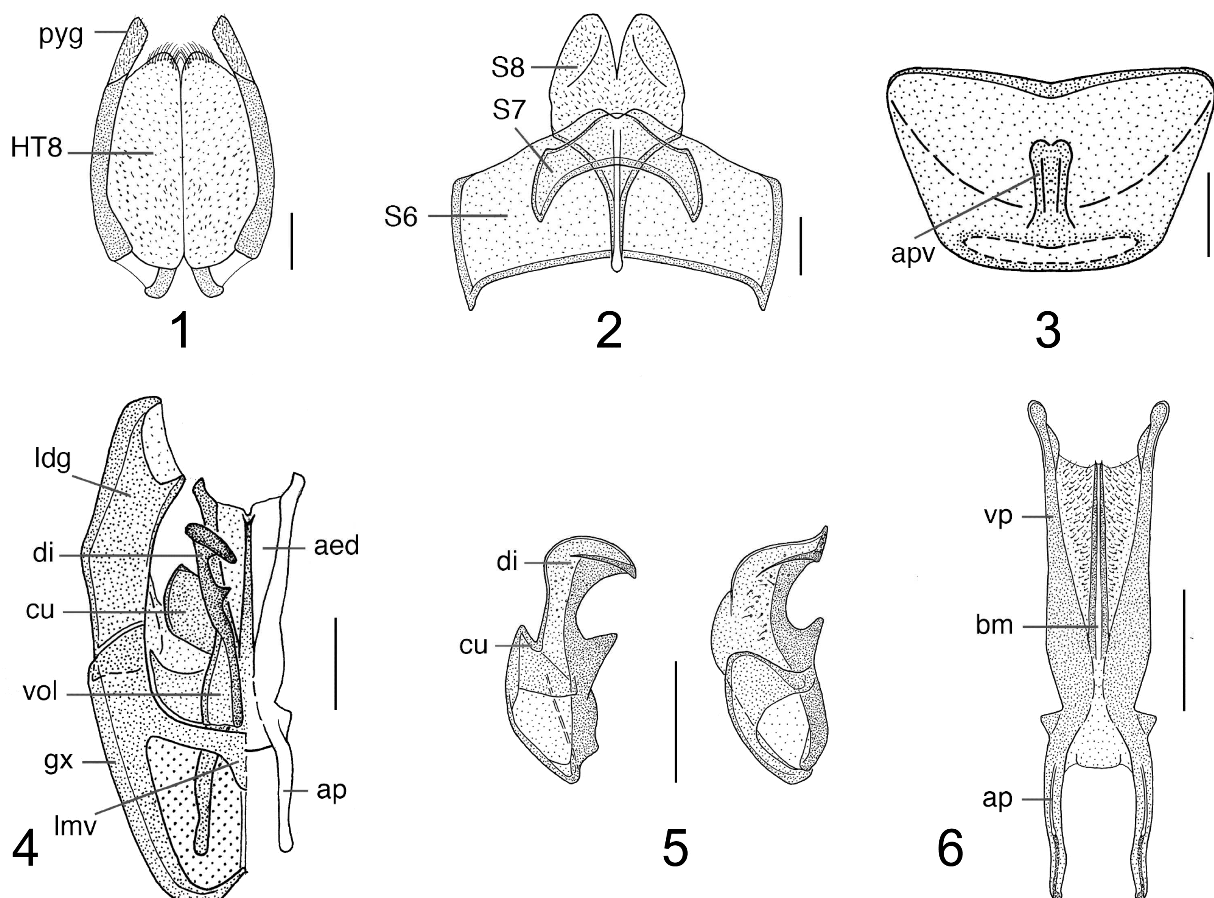


Fig. 1-6. – *Ceropales bipartita mediterranea* Móczár, 1987, ♂. – 1, Tergite 8 du gastre. – 2, Sternites 6, 7 et 8 du gastre. – 3, Anneau basal, vue ventrale. – 4, Genitalia, vue ventrale, moitié droite et aedeagus. – 5, Partie distale de la volselle droite, vue ventrale à gauche, vue latéro-ventrale à droite. – 6, Aedeagus, vue ventrale. Echelles : 0,2 mm.

de véritables soies articulées à leur base, mais des processus cuticulaires très allongés qui passent latéralement et distalement à des spinules beaucoup plus courts. Les pygostyles sont grands, allongés, élargis dans leur moitié distale. Chez *C. helvetica* (fig. 14), chaque hémitergite 8 porte, près de la base, une aire circulaire munie de spinules rapprochés ; les pygostyles sont grands, allongés, couverts de courtes soies. Chez *C. maculata* (fig. 19), les bords renforcés du tergite 8 sont dédoublés, formant de chaque côté deux baguettes qui convergent vers l'apex et qui portent le pygostyle assez court, un peu rétréci à sa base munie de soies assez longues. Chez *C. pygmaea* (fig. 26), les pygostyles sont larges à la base, progressivement rétrécis, bruns à l'apex ; toute leur surface est munie de courtes soies. Enfin chez *C. variegata* (fig. 32), les sclérites latéraux du tergite 8 sont assez larges, les pygostyles sont courts, arrondis, densément couverts de soies.

Le dernier sternite bien développé du gastre est le sternite 6 (sternite abdominal VII) dont le bord distal, généralement saillant, peut présenter une paire de petits lobes séparés par une faible échancrure médiane ; parfois, par exemple chez *C. helvetica*, le bord distal du sternite 6 porte une rangée de petites épines (fig. 15). Le sternite 6 recouvre le sternite 7 et la base du sternite 8 (sternites abdominaux VIII et IX), ces deux derniers très modifiés et soudés entre eux. Le sternite 7 est un sclérite transverse, souvent en forme de V, beaucoup moins large et beaucoup plus étroit que le sternite précédent. Le sternite 8 constitue la plaque sous-génitale, généralement de grande taille ; sa partie médio-dorsale se prolonge par le *spiculum gastrale*, processus médian plus ou moins long.

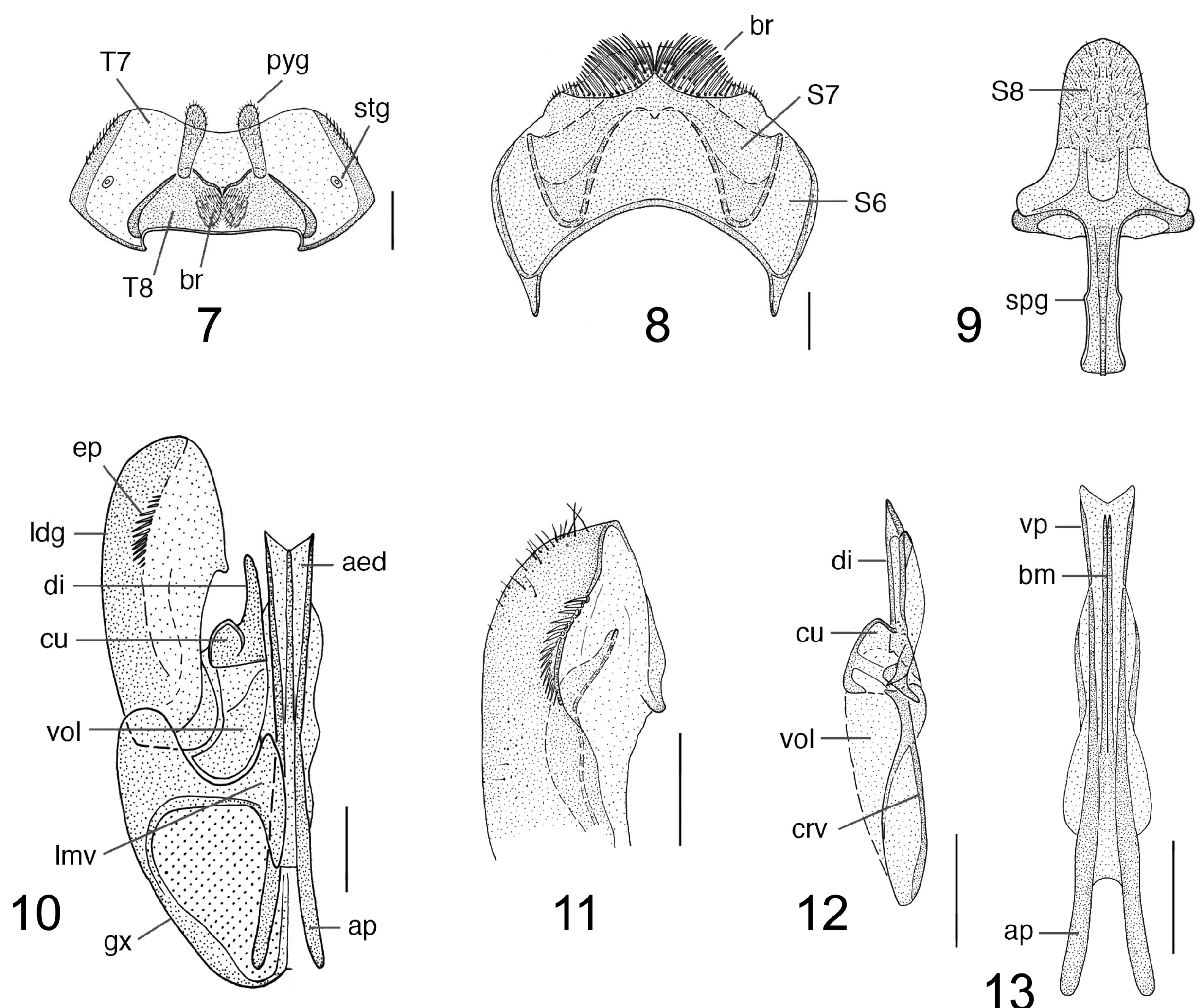


Fig. 7-13. – *Ceropales cribrata* Costa, 1881, ♂. – 7, Tergite 7 et hémitergites 8. – 8, Sternites 6 et 7. – 9, Sternite 8 (plaque sous-génitale). – 10, Genitalia, vue ventrale, moitié droite et aedeagus. – 11, Détail de l'extrémité du lobe distal du gonocoxite. – 12, Volselle gauche, vue ventrale. – 13, Aedeagus, vue ventrale. Echelles : 0,2 mm.

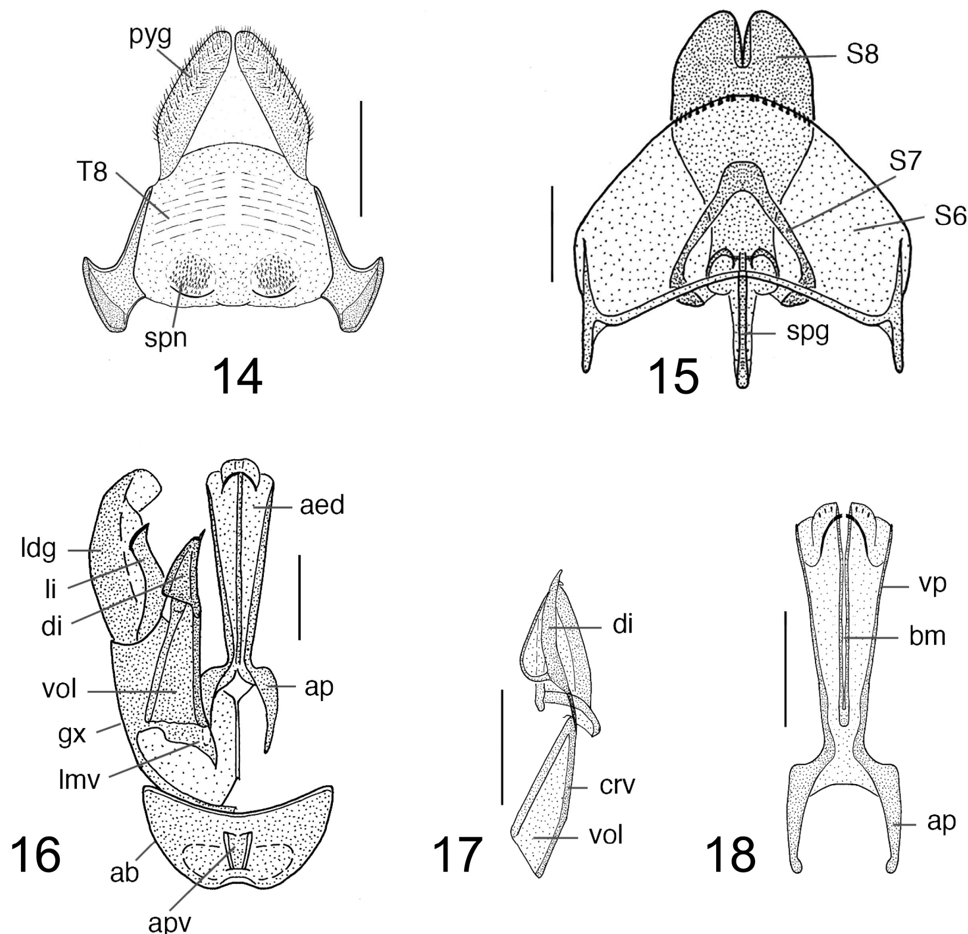


Fig. 14-18. – *Ceropales helvetica* Tournier, 1889, ♂. – 14, Tergite 8. – 15, Sternites 6, 7 et 8. – 16, Genitalia, vue ventrale, moitié droite et aedeagus. – 17, Volselle droite, vue ventrale. – 18, Aedeagus, vue ventrale. Echelles : 0,2 mm.

La forme et la chétotaxie des sternites 7 et 8 varient selon les espèces de *Ceropales*. Chez *C. bipartita mediterranea* (fig. 2), le sternite 8 est assez court, sa largeur maximale à la base, les bords latéraux progressivement rétrécis vers l'apex qui est profondément échancré au milieu ; le *spiculum gastrale* est étroit, allongé mais assez court. Chez *C. cribrata*, le bord distal du sternite 7, qui se confond avec celui du sternite 6, porte de chaque côté de la ligne médiane une saillie ovale munie d'une touffe dense de soies incurvées vers l'extérieur (fig. 8). Le sternite 8 de *C. cribrata* (fig. 9) est assez allongé, progressivement rétréci vers l'apex terminé en ogive ; le *spiculum gastrale* est court et large, fait d'une lamelle translucide pourvue d'une fine baguette médiane sclérifiée. Chez *C. helvetica* (fig. 15), le sternite 7 est un sclérite étroit en forme de V ; le sternite 8 est rétréci à la base, les côtés subparallèles dans la partie médiane, l'apex arrondi avec une étroite échancrure médiane. La plaque sous-génitale de *C. helvetica* est couverte de courtes soies espacées ; le *spiculum gastrale* est étroit, allongé. Le sternite 8 de *C. maculata* (fig. 20) est un peu plus large que long, arrondi puis subtronqué à son bord distal ; la plaque sous-génitale présente à sa base une paire de baguettes sclérifiées disposées en V, qui se réunissent distalement, au milieu, formant une petite pointe portant un pinceau de soies raides. Le *spiculum gastrale* est assez court. Une disposition très caractéristique existe chez *C. pygmaea* (fig. 27) : le bord antérieur du sternite 6, soudé au sternite 7, présente, de chaque côté, un petit sclérite oblique qui porte un peigne fait de 9 fortes épines brunes. Ces épines sont pointues à l'extrémité, sauf l'épine la plus médiale qui est arrondie apicalement. Le sternite 8, élargi et renforcé à la base, forme une plaque conique, arrondie à l'extrémité ; ses bords latéraux et distal portent quelques petites soies spiniformes ; le *spiculum gastrale* est court et particulièrement large. Chez *C. variegata* (fig. 34) le sternite 8 est à peu près aussi long que large, il se rétrécit progressivement

vers l'apex qui est arrondi et pourvu d'une étroite et profonde échancrure médiane. De nombreuses petites soies recouvrent le sternite 8 ; le *spiculum gastrale* est long et étroit.

Genitalia mâles

Les genitalia mâles comportent un ensemble de structures, les unes impaires (anneau basal, aedeagus), les autres paires, faites de plusieurs pièces sclérifiées (*gonocoxites* et *volselles*). L'*anneau basal*, qui enchâsse la base de la capsule phallique, est court et large, sa face ventrale bien développée, sa face dorsale beaucoup plus étroite. Au milieu et à la base de la face ventrale se dresse une courte apophyse, bifurquée à son extrémité libre (fig. 3, 21). Les *gonocoxites* ("parameral plates" ou "basiparameres" de SNODGRASS, 1941) forment une paire de grands sclérites convexes sur les côtés. Leur face ventrale largement ouverte communique avec la cavité centrale de l'anneau basal. A l'extrémité de chaque gonocoxite s'articule un grand *lobe distal* ("paramere" de Snodgrass), convexe latéralement et subtronqué à l'apex ; sa face interne (médiale) est en grande partie membraneuse. Chaque *volselle* comporte un *corps volsellaire* allongé, soudé latéralement au gonocoxite correspondant, et renforcé sur son bord médial, formant la *crête volsellaire*. A l'extrémité distale de cette crête s'articule un lobe interne allongé, très sclérifié, le *digitus* ; on observe généralement sur le côté du digitus un lobe arrondi plus court qui représente probablement la *cuspis*. De plus, EVANS (1949) a signalé, à la base des volselles de divers Pompilides, la présence d'une paire de petits crochets ("basal hooklets"), formations qu'il estime importantes pour la distinction des genres ; mais nos observations ne nous ont pas permis de reconnaître précisément ces structures. L'*aedeagus* est une structure médiane allongée à côtés subparallèles. Il comporte une paire de *valves péniennes* plus ou moins parallèles, en position latéro-dorsale, et une paire de *baguettes médianes*, plus ventrales, en partie soudées entre elles. A son extrémité proximale l'aedeagus présente une paire d'*apodèmes basaux* assez courts et épais, presque rectilignes.

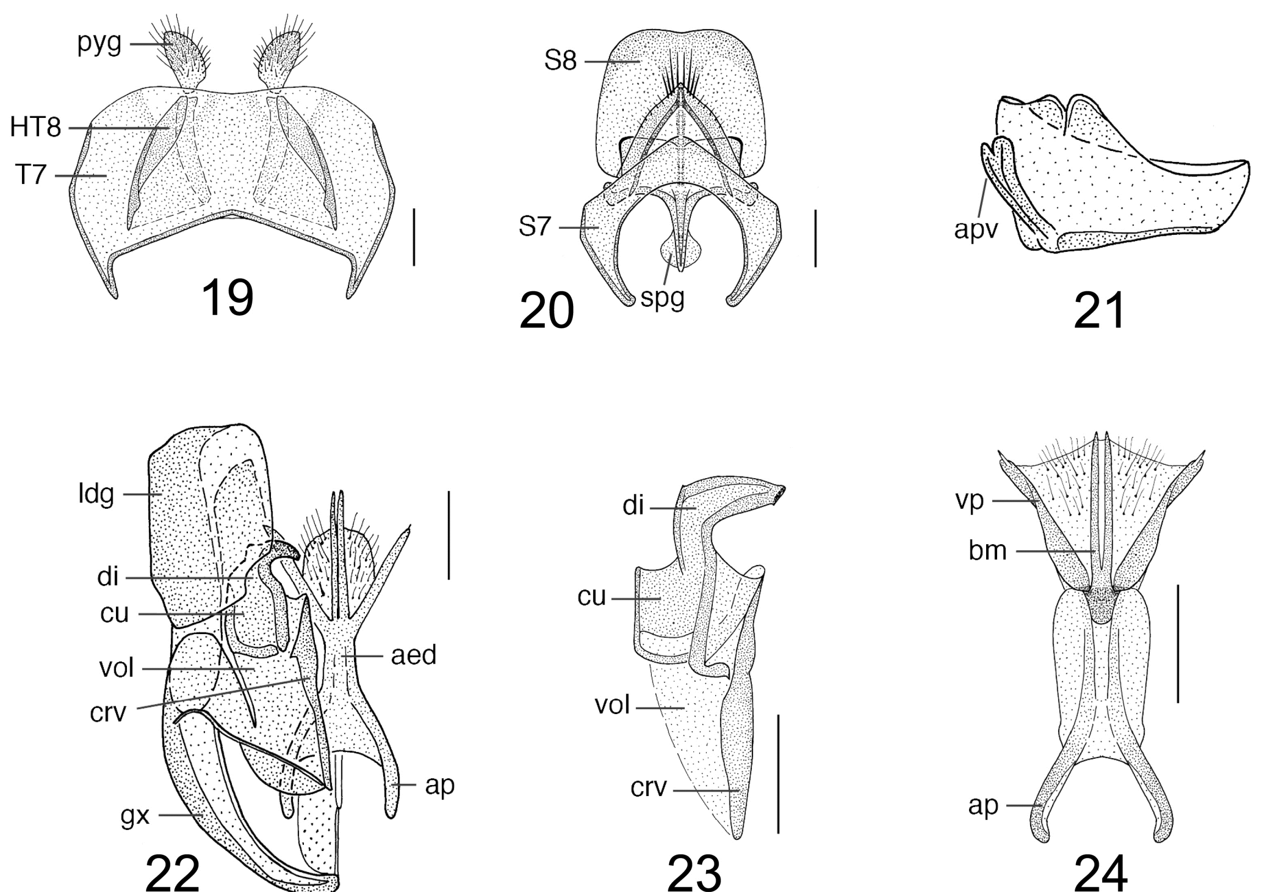


Fig. 19-24. – *Ceropales maculata* (Fabricius, 1775), ♂. – 19, Tergites 7 et 8. – 20, Sternites 7 et 8. – 21, Anneau basal, vue latéro-ventrale. – 22, Genitalia, vue ventrale, moitié droite et aedeagus. – 23, Volselle droite, vue ventrale. – 24, Aedeagus, vue ventrale. Echelles : 0,2 mm.

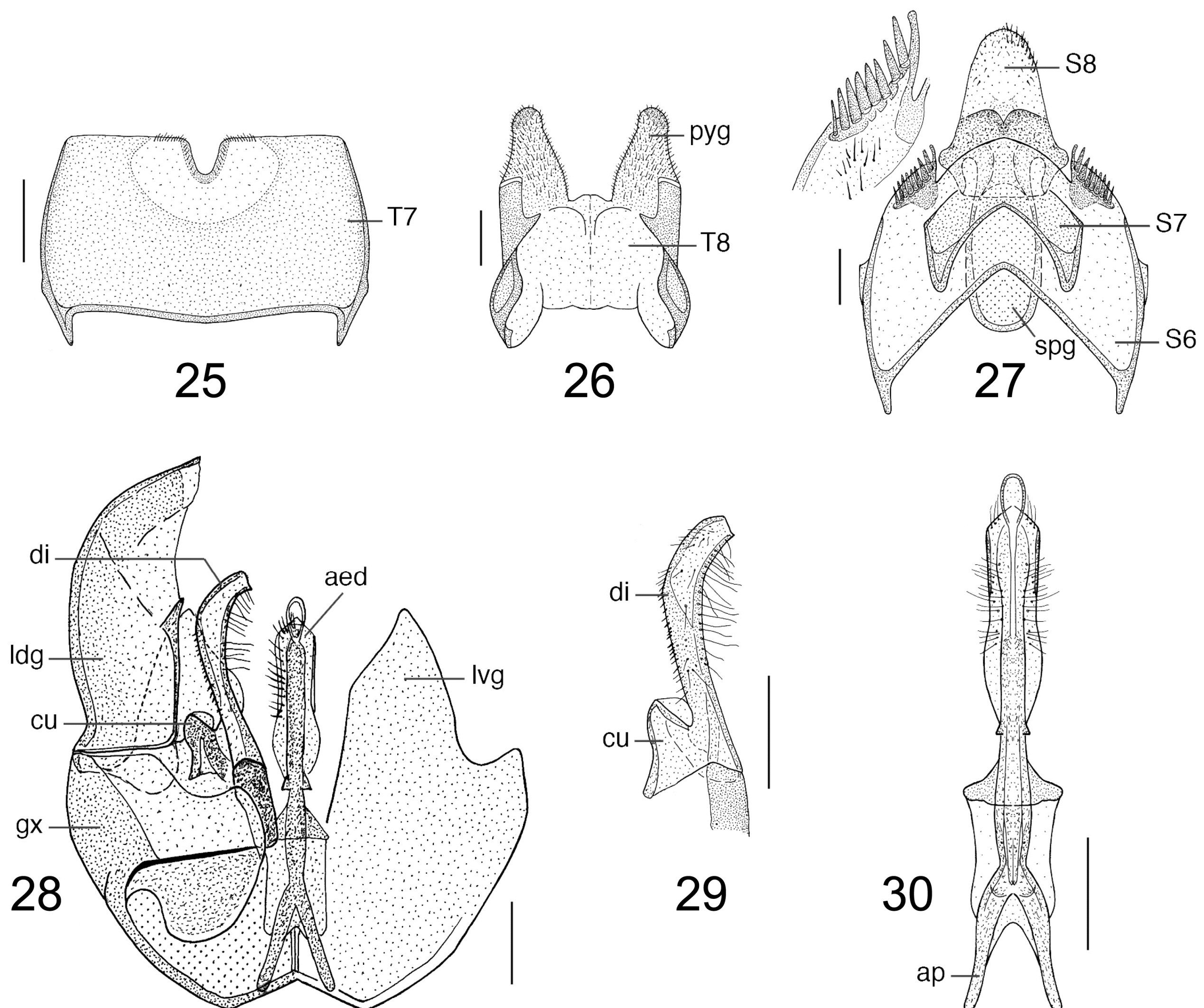


Fig. 25-30. – *Ceropales pygmaea* Kohl, 1879, ♂. – 25, Tergite 7. – 26, Tergite 8. – 27, Sternites 6, 7 et 8, et détail du peigne d'épines. – 28, Genitalia, vue ventrale ; moitié droite, aedeagus et gonocoxite en vue dorsale. – 29, Partie distale de la volselle gauche. – 30, Aedeagus, vue ventrale. Echelles : 0,2 mm.

Les différentes pièces constituant les genitalia mâles des *Ceropales* présentent d'importantes variations de forme et de chétotaxie selon les espèces. Les paragraphes suivants décrivent les principales modifications observées.

Ceropales bipartita mediterranea. – La face ventrale des gonocoxites est largement échancrée, l'échancrure limitée distalement par un étroit lobe médial qui se termine en une saillie arrondie (fig. 4). Une suture transverse sépare chaque gonocoxite d'un grand lobe apical, légèrement élargi à l'extrémité en partie membraneuse. La crête volsellaire porte une dent sur le bord interne. Digitus allongé, terminé par une tête renflée, fortement sclérifiée, recourbée vers le plan médian (fig. 5). Le lobe latéral placé contre la base du digitus représente probablement la cuspis. L'aedeagus dépasse apicalement l'extrémité des volselles ; les valves péniennes s'écartent à leur partie distale et la membrane tendue entre elles et la baguette médiane est garnie de nombreuses soies courtes (fig. 6). Les apodèmes basaux sont assez étroits, subrectilignes, faiblement divergents.

***Ceropales cribrata*. –** Le large orifice à la base des gonocoxites, face ventrale, est limité distalement par un étroit lobe médial terminé en pointe (fig. 10). Le lobe distal du gonocoxite est aussi grand que le gonocoxite proprement dit, il est plus ou moins arrondi à l'apex et sa face médiale porte une petite saillie. Le bord ventral renforcé du lobe distal a la particularité de porter une rangée d'une vingtaine d'épines rapprochées, articulées à leur base (fig. 11). Le corps volsellaire est mal distinct ; la crête volsellaire se prolonge par le digitus allongé, rétréci apicalement et muni d'une petite dent subapicale (fig. 12). La cuspis est un lobe

arrondi situé contre la base du digitus. L'aedeagus est allongé, les valves péniennes sont faiblement divergentes apicalement (fig. 13). L'aire peu sclérifiée entre les valves et la baguette médiane porte de courtes soies. Dans la partie moyenne de l'aedeagus, la base de la baguette médiane se recourbe ventralement, formant une courte lame visible seulement de profil. Les apodèmes basaux sont presque rectilignes, faiblement divergents.

Ceropales helvetica. – Les gonocoxites sont fortement échancrés sur leur face ventrale (fig. 16), autour du grand orifice ventral qui communique avec l'anneau basal. Leur face dorsale comporte une paire de grandes plaques, chacune terminée distalement en triangle. Le lobe distal de chaque gonocoxite est grand, convexe latéralement ; sa face interne (médiale), en partie membraneuse, forme une saillie distale du côté médial, ainsi qu'un lobe interne allongé dont l'extrémité pointue est renforcée. Le digitus se présente comme une lame sclérifiée, de forme à peu près triangulaire, placée dans un plan oblique, presque dorso-ventral (fig. 17). L'extrémité rétrécie du digitus est munie d'une petite pointe incolore précédée d'une minuscule apophyse recourbée. On ne trouve pas d'indication claire de cuspis. La partie distale de l'aedeagus (fig. 18) s'élargit progressivement vers l'apex, tandis que la partie basale rétrécie se prolonge par les apodèmes basaux qui forment d'abord un angle droit, puis se poursuivent chacun par une baguette presque rectiligne.

Ceropales maculata. – La face ventrale des gonocoxites, distalement à la grande échancrure médiane, est munie de chaque côté d'un petit lobe à bord proximal arrondi en quart de cercle (fig. 22). Le lobe distal du gonocoxite est large, sclérifié latéralement, sa surface couverte de petites soies spiniformes ; la face interne du lobe distal, en partie membraneuse, est pourvue

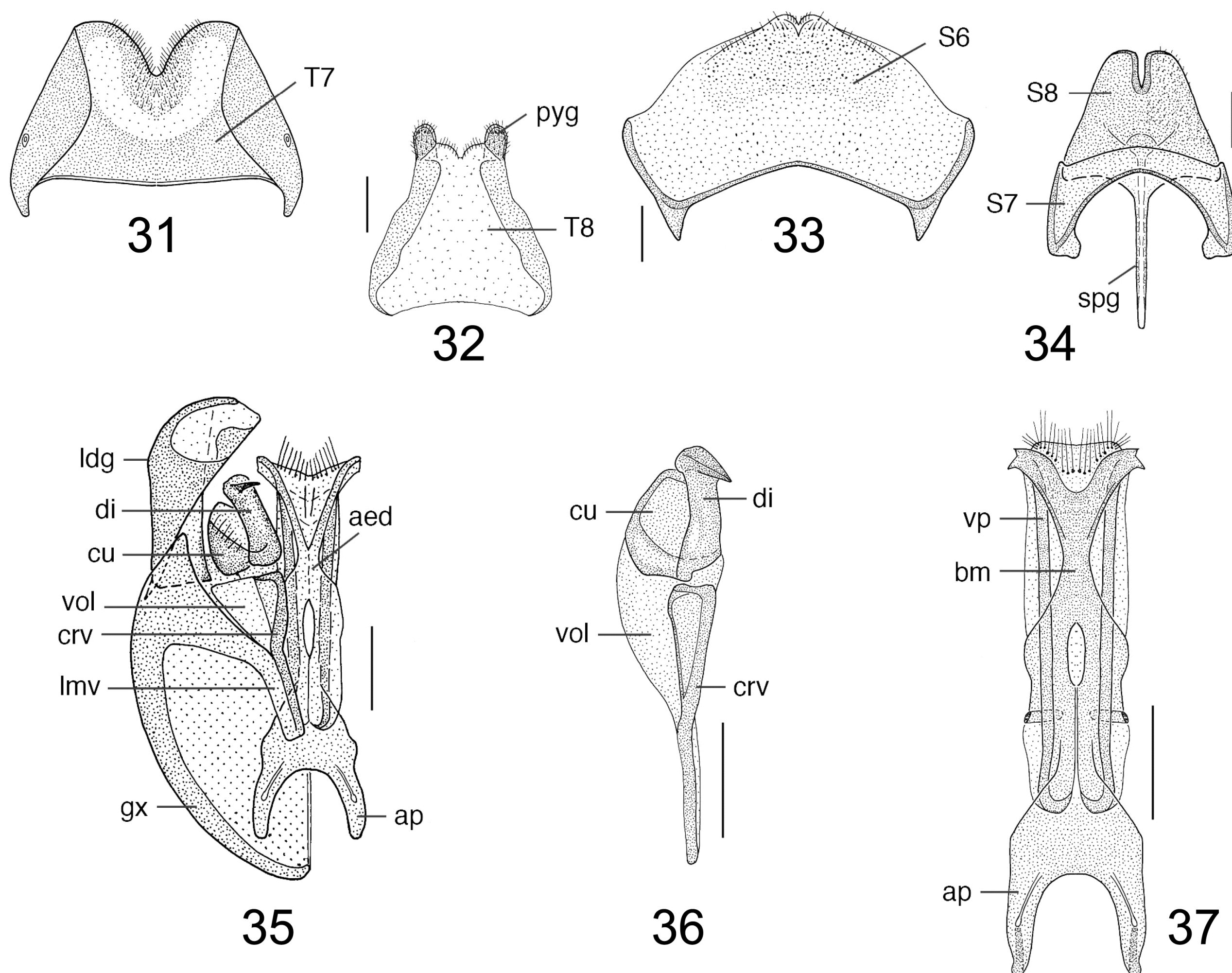


Fig. 31-37. – *Ceropales variegata* (Fabricius, 1798), ♂. – 31, Tergite 7. – 32, Tergite 8. – 33, Sternite 6. – 34, Sternites 7 et 8. – 35, Genitalia, vue ventrale, moitié droite et aedeagus. – 36, Volselle gauche. – 37, Aedeagus, vue ventrale. Echelles : 0,2 mm.

d'un lobe interne assez peu distinct. Digitus très sclérifié, sa partie apicale recourbée en angle droit vers le plan médian et terminée par une pointe émoussée à subtronquée (fig. 23). Un élargissement latéral placé contre la base du digitus semble représenter une cuspis peu développée. Les valves péniennes divergent fortement vers l'apex, l'extrémité de chaque valve étant munie de six ou sept longues soies (fig. 24). La baguette médiane est faite de deux lames accolées assez larges. L'aire faiblement sclérifiée comprise entre les valves et la baguette médiane porte une brosse de courtes soies. Apodèmes basaux assez courts, arqués.

Ceropales pygmaea. – La face ventrale des gonocoxites, distalement au large orifice médian, est munie de chaque côté d'une plaque brune à bord proximal semi-circulaire (fig. 28). La face dorsale des gonocoxites est constituée d'une paire de grandes plaques dont l'apex rétréci en triangle arrive presque au niveau de l'extrémité distale des volselles et de l'aedeagus. Lobe distal du gonocoxite fort, assez allongé, sa face interne membraneuse sur au moins la moitié distale. Volselle nettement différente de celle des autres espèces étudiées (fig. 29). Digitus allongé, à bords subparallèles, faiblement incurvé dans sa partie distale qui est tronquée à l'apex. Le bord latéral (externe) du digitus est muni d'une série de petites épines, le bord médial (interne) muni de soies fines assez longues. La cuspis est un lobe court situé contre la base du digitus. La partie distale de l'aedeagus est subcylindrique, faite de deux valves péniennes parallèles et d'une baguette médiane plus ventrale (fig. 30). A l'apex se trouve un petit lobe médian arrondi à son extrémité. Chaque valve pénienne présente, dans sa partie basale, une petite dent triangulaire dirigée vers l'extérieur ; plus basalement encore, l'aedeagus s'élargit et se termine par les apodèmes basaux qui sont presque rectilignes et faiblement divergents.

Ceropales variegata. – La face ventrale des gonocoxites forme, distalement au grand orifice médian, une barre transverse se repliant en un lobe médial allongé, dirigé vers la base de la capsule phallique (fig. 35). Le lobe distal de chaque gonocoxite est relativement court et large, subtronqué à l'apex, sa face médiale en partie membraneuse. Crête volsellaire allongée, soudée au lobe médial du gonocoxite correspondant. Digitus très sclérifié, terminé par une dent aiguë dirigée médialement (fig. 36) ; sur les côtés se trouve la cuspis à bords arrondis. Valves péniennes divergentes à leur extrémité distale ; entre elles se trouve une aire membraneuse munie de longues soies. Les apodèmes basaux sont assez courts et épais, presque rectilignes (fig. 37).

DISCUSSION

La constitution des derniers segments du gastre et des genitalia mâles est assez uniforme dans l'ensemble des Pompilidae. L'étude morphologique fondamentale de SNODGRASS (1941), prenant en compte le cas du Pompilide *Cryptocheilus unifasciatus*, fournit une interprétation des diverses pièces et propose une terminologie acceptée par la plupart des auteurs ultérieurs. Cependant d'autres terminologies ont été employées, selon les auteurs, dans les descriptions des genitalia mâles des Pompilidae ; le tableau I indique les correspondances entre ces différents termes. La terminologie de Snodgrass est utilisée ici, sauf en ce qui concerne les gonocoxites et leur lobe distal (respectivement nommés "parameral plates" et "parameres" par Snodgrass), car je pense que la morphologie comparée des derniers segments abdominaux chez les insectes, à partir des formes les plus primitives (Archeaognatha, anciens Thysanura), plaide en faveur d'une origine appendiculaire des pièces génitales (BITSCH, 1979), notamment chez les Hymenoptera : dans cette interprétation, les gonocoxites des Aculeata sont homologues aux coxites abdominaux IX des insectes primitifs.

D'une manière générale, le plan d'organisation des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Pompilidae est conforme à celui connu chez d'autres Aculeata, au point qu'il est difficile de définir un ensemble de caractéristiques propres aux Pompilidae. Dans le détail, les différentes structures qui composent les derniers segments du gastre et les genitalia mâles des Pompilidae présentent de nombreuses modifications variables selon les espèces. Ces

modifications, qui portent sur les proportions relatives, la forme et la chétotaxie des différentes pièces (plaque sous-génitale, gonocoxites, lobes parapéniaux, volselles, aedeagus), semblent résulter d'évolutions indépendantes les unes des autres, sans qu'il soit possible de classer ces variations en états primitifs (plésiomorphes) et en états dérivés (apomorphes). Le sens de l'évolution de ces structures nous échappe. Les nombreuses observations faites sur les genitalia mâles des Pompilidae montrent que les variations de structure des différentes pièces fournissent des caractères taxonomiques essentiels au niveau des espèces, parfois au niveau des genres, mais que ces caractères ne paraissent plus utilisables au-delà du niveau générique.

Le cas du genre *Ceropales*, dont les genitalia d'un grand nombre d'espèces ont déjà été figurés par MÓCZÁR (de 1978 à 1991), est assez particulier. Plusieurs auteurs ont insisté sur le fait que la conformation des genitalia mâles des *Ceropales* serait très différente de celle d'autres genres de Pompilidae (RADOSZKOWSKI, 1889 ; PRIESNER, 1969). Cependant les observations réalisées ici montrent que le plan général d'organisation des genitalia mâles des *Ceropales* ne diffère de celui des autres Pompilidae que par des détails. Une particularité remarquable des genitalia mâles des *Ceropales* est l'absence de lobes parapéniaux allongés, caractéristiques de la plupart des autres Pompilidae. Pourtant, en particulier chez *C. helvetica*, la face dorsale de chaque gonocoxite présente un large lobe distal qui pourrait correspondre à un état initial dans la formation d'un lobe parapénial.

On peut se poser la question de savoir si les caractères morphologiques basés sur l'étude des derniers segments et des genitalia mâles de *Ceropales* peuvent fournir des données utiles pour le groupement des espèces en différents sous-genres. Pour la faune d'Europe, trois

Tableau I. – Terminologie comparée des genitalia mâles des Pompilidae selon différents auteurs.

RADOSZKOWSKI (1899)	HAUPT (1927)	SALMAN (1929)	ARNOLD (1932)	SNODGRASS (1941)	JUNCO Y REYES (1942)
Pompilidae	**Psammocharidae**	***Pepsis elegans***	**Psammocharidae**	***Cryptocheilus unifasciatus***	**Psammocharidae**
pièce basilaire (cardo)		basal ring		basal ring	cardo
base du forceps	Gonopoden des 9. Segment	gonostipes	outer or ventral arm of the stipes	parameral plate (lamina parameralis, basiparamere)	stipes
allongement de la base du forceps	Forcipes intermediae	distal prolongation of gonostipes	inner or dorsal arm of the stipes	parapenial lobe of parameral plate	forceps dorsal o intermedio
branche du forceps		cochlearum		paramere	forceps ventral o externo
volsella	Forcipes exteriores	volsella	inner paramera or volsella	volsella	volsella
				volsellar plate (lamina volsellaris)	
				cuspis	
		digitus		digitus	
crochet	Penis	aedeagus	penis	aedeagus	gancho o pene
				penis valve	
				basal apodeme of aedeagus	

sous-genres sont actuellement reconnus : *Ceropales s. str.* Latreille, 1796, *Bifidoceropales* Priesner, 1969, et *Hemiceropales* Priesner, 1969 (ces deux derniers avaient d'abord été nommés par WOLF, 1965, dans un catalogue des espèces d'Europe centrale et du nord, mais ils n'ont été décrits par PRIESNER qu'en 1969) (voir aussi MÓCZÁR, 1978, 1986b, 1987, 1989, 1990, 1991 ; WAHIS, 1986 ; WOLF, 1992). Ces sous-genres se distinguent les uns des autres par la conformation des griffes des pattes 1 et 2, par la forme des antennes et par la ponctuation de la tête et du thorax. En ce qui concerne la plaque sous-génitale et les genitalia mâles, il a été noté plus haut des différences importantes pour l'espèce *C. pygmaea* (sous-genre *Bifidoceropales*) et pour l'espèce *C. cribrata* (sous-genre *Hemiceropales*) par rapport aux autres espèces rangées dans le sous-genre *Ceropales s. str.* Mais comme les observations n'ont porté ici que sur une seule espèce de chacun des sous-genres *Bifidoceropales* et *Hemiceropales*, il n'est pas possible de dire si les différences notées caractérisent réellement les sous-genres, ou représentent seulement des particularités des espèces étudiées. Un quatrième sous-genre, *Priesnerius* Móczár, 1969, regroupe des espèces provenant d'Afrique et d'Asie. Dans une révision de ce sous-genre, MÓCZÁR (1988) figure le sternite IX (sternite 8 du gastre) et les genitalia mâles de plusieurs espèces ; selon lui, les caractères tirés des pièces génitales séparent clairement ces espèces des autres sous-genres de *Ceropales*. Toutefois les dessins donnés par MÓCZÁR, même s'ils montrent d'importantes variations selon les espèces, ne paraissent pas faire ressortir des caractéristiques qui seraient propres au sous-genre considéré.

D'autres genres de Pompilidae ont été rapprochés du genre *Ceropales* et rangés dans les Ceropalinae. Concernant la faune néarctique, TOWNES (1957), puis KROMBEIN (1979) subdivisent les Ceropalinae en trois tribus : les Notocyphini (avec notamment le genre *Notocyphus*

EVANS (1949)	SCOBIOLA-PALADE (1963)	PRIESNER (1966)	WOLF (1972)	MÓCZÁR (1989)	SMISSEN (2003)	présent article
Pompilini	**Pompilidae**	**Pompilidae**	**Pompilidae**	***Ceropales***	***Evagetes***	***Ceropales***
cardo	gonobase	Cardo (Basalring)	Basalring (= Cardo, Gonocardo)			anneau basal
	gonocoxite	Parameres exteriores				gonocoxite
parapenial lobe	lobe dorsal	Lobus parapenialis (= Sagitta)	Sagitta		Sagitta	lobe parapénial
paramere (squama)	gonostyle		Stipes (= Squama, äussere Paramere)	paramere	Stipes	lobe distal du gonocoxite
	volselle	Parameres interiores	Volsella (= innere Paramere)			volselle
basis volsellaris				lamina volsellaris		corps volsellaire
cuspis						cuspis
digitus			Lacinia		Volsella	digitus
aedoeagus	valve péniale	Aedoeagus (= Spatha)	Spatha (= Aedoeagus, Penis)		Spatha	aedeagus
				penis valve		valve pénienne
apodeme of aedeagus						apodème basal de l'aedeagus

Smith), les Minageniini (genre *Minagenia* Banks) et les Ceropalini. Les genitalia mâles de *Notocyphus* semblent ne pas avoir été décrits. Par contre les plaques sous-génitales et les genitalia mâles des espèces néarctiques de *Minagenia* ont été figurées par DREISBACH (1953) et par TOWNES (1957). Une fois encore, les figures font apparaître des différences importantes, selon les espèces, dans les proportions, la forme et la chétotaxie des différentes pièces, sans qu'il soit possible de dégager des caractéristiques générales propres au genre considéré. En fait, les genitalia mâles des *Minagenia* diffèrent nettement de ceux des *Ceropales*. D'ailleurs DREISBACH (1952) a placé les *Minagenia* parmi les genres américains de Cryptocheilinae et, dans son article de 1953, il rapproche les genitalia mâles des *Minagenia* de ceux de *Priocnemis*. Les analyses phylogénétiques de PITTS *et al.* (2006) conduisent également à placer le genre *Minagenia* au voisinage des *Priocnemis* et des *Cryptocheilus*, au sein de la sous-famille des Pepsinae.

Le genre *Irenangelus* Schulz, 1906, des régions néotropicale, orientale et australienne, est généralement rapporté aux Ceropalinae (EVANS, 1969, 1987). Evans a figuré de manière précise les genitalia mâles de plusieurs espèces de ce genre et souligné l'importance de leurs caractéristiques dans la diagnose des espèces. J'ai pu examiner les terminalia mâles de l'espèce *I. lucidus* Evans, en provenance de Guyane française ; mes observations confirment celles de l'auteur américain. Les principaux caractères des terminalia mâles d'*Irenangelus* sont : (1) tergite 8 très réduit, presque entièrement membraneux, portant une paire de pygostyles allongés, fortement pileux ; (2) plaque sous-génitale (sternites 7 et 8 soudés) assez large et plate, couverte de petites soies ; (3) lobes distaux des gonocoxites (paramères) très grands, portant des soies simples, espacées ; (4) lobes parapéniaux grands, allongés ; (5) volselle avec un digitus recourbé en crochet à l'apex, présentant une forte dent plus basale (qui semble avoir été considérée par Evans comme étant la cuspis) et avec un lobe latéral arrondi dont la position correspond à la cuspis ; (6) aedeagus fait de deux valves péniennes rapprochées, arrondies à l'apex étroitement excisé au milieu, chaque valve étant prolongée par un apodème basal souvent coudé. On remarque notamment chez *Irenangelus* la présence de lobes parapéniaux bien différenciés, qui existent dans les genitalia mâles de nombreux Pompilidae, mais qui manquent, ou sont rudimentaires, dans le genre *Ceropales*. D'une manière générale, les caractéristiques des terminalia mâles d'*Irenangelus* sont d'une grande valeur taxonomique pour discriminer les espèces, mais elles ne paraissent pas fournir d'arguments en faveur du placement de ce genre dans la sous-famille des Ceropalinae.

L'étude détaillée des derniers tergites et sternites du gastre, ainsi que des diverses pièces qui composent les genitalia mâles, fait ressortir d'importantes variations morphologiques qui existent entre les espèces du genre *Ceropales*. Ainsi, les structures génitales externes fournissent des caractères taxonomiques de grande valeur au niveau des espèces. Mais il ne paraît pas possible, en utilisant seulement les caractéristiques morphologiques des diverses structures génitales mâles, de définir un ensemble de caractères généraux pour les groupes supra-spécifiques, comme les genres et les sous-familles réunis au sein des Pompilidae.

REMERCIEMENTS. – Je remercie Frédéric Durand (Clermont-Ferrand) de m'avoir procuré deux mâles d'*Irenangelus lucidus* Evans provenant de Guyane française (détermination R. Wahis, 2010). Mes vifs remerciements s'adressent également à Raymond Wahis (Liège) qui a bien voulu lire le manuscrit de cet article et me faire part d'utiles suggestions.

AUTEURS CITÉS

ARNOLD G., 1932. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part I. *Annals of the Transvaal Museum*, **14** : 284-396.

—— 1934a. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part II. *Annals of the Transvaal Museum*, **15** : 41-122.

ARNOLD G., 1934b. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part III. *Annals of the Transvaal Museum,* **15** : 283-400
—— 1935. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part IV. *Annals of the Transvaal Museum,* **15** : 413-483.
—— 1936a. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part V. *Annals of the Transvaal Museum,* **18** : 73-123.
—— 1936b. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part VI. *Annals of the Transvaal Museum,* **18** : 415-460.
—— 1937. – The Psammocharidae of the Ethiopian Region. Part VII. *Annals of the Transvaal Museum,* **19** : 1-98.
BITSCH J., 1979. – Morphologie abdominale des Insectes, p. 291-578. *In* : Grassé P.-P. (éd.), *Traité de Zoologie,* tome VIII fasc. II. Paris : Masson.
BRADLEY J. C., 1944. – A preliminary revision of the Pompilinae (exclusive of the tribe Pompilini) of the Americas (Hymenoptera: Pompilidae). *Transactions of the American Entomological Society,* **70** : 23-157.
DREISBACH R. R., 1949. – Psammocharini (Hymenoptera) of North America and the Antilles: key to genera; new species and key to males of *Pompilinus*. *Entomologica Americana,* **29** : 1-58.
—— 1950a. – A new genus of the subfamily Psammocharinae (Hymenoptera: Psammocharidae) with descriptions of eight new species and a key to the species. *American Midland Naturalist,* **42** : 722-743.
—— 1950b. – New species in the genera *Anoplius, Pycnopompilus* and *Streptosella,* n. gen. (Hymenoptera, Psammocharidae). *American Midland Naturalist,* **43** : 570-599.
—— 1952. – Key to the American Genera of the subfamily Cryptocheilinae (Hymenoptera Psammocharidae). Males and females. *Journal of the New York Entomological Society,* **60** : 119-125.
—— 1953. – New species in the genera *Dipogon* Fox and *Minagenia* Banks (Hymenoptera: Psammocharidae) with keys to species and photomicrographs of genital parts. *The American Midland Naturalist,* **49** : 832-845.
EVANS H. E., 1949. – A taxonomic study of the Nearctic spider wasps belonging to the tribe Pompilini (Hymenoptera: Pompilidae). Part I. *Transactions of the American Entomological Society,* **75** : 133-270, pl. X-XVI.
—— 1951a. – A taxonomic study of the Nearctic spider wasps belonging to the tribe Pompilini (Hymenoptera: Pompilidae). Part II. *Transactions of the American Entomological Society,* **76** [1950] : 207-361, pl. XI-XXII.
—— 1951b. – A taxonomic study of the Nearctic spider wasps belonging to the tribe Pompilini (Hymenoptera: Pompilidae). Part III. *Transactions of the American Entomological Society,* **77** : 203-335, pl. VI-XV.
—— 1969. – Studies on neotropical Pompilidae (Hymenoptera) VII. *Irenangelus. Studia Entomologica,* **12** : 417-431.
—— 1987. – A new species of *Irenangelus* from Costa Rica (Hymenoptera: Pompilidae: Ceropalinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington,* **89** : 559-561.
GINER MARI J., 1945. – Los *Ctenocerus* Dahlb. y *Parapompilus* Smith (Hymen. Psammoch.) del Noroeste africano. *Eos,* **21** : 201-214.
HAUPT H., 1927. – Monographie der Psammocharidae (Pompilidae) von Mittel-, Nord- und Osteuropas. *Deutsche Entomologische Zeitschrift,* 1926-1927, Beiheft : 1-367.
JUNCO Y REYES J. J. de, 1942. – Himenopteros de España, Psammocharidae (Olim. Pompilidae). *Eos,* **18** : 293-338.
—— 1961. – Himenopteros de España, Psammocharidae (Olim. Pompilidae). *Eos,* **37** : 309-348.
—— 1963. – Himenopteros de España, Psammocharidae (Olim. Pompilidae). *Eos,* **38** [1962] : 485-547.
KROMBEIN K. V., 1979. – Superfamily Pompiloidea, p. 1523-1571. *In* : Krombein K. V. *et al.* (eds), *Catalog of Hymenoptera in American North of Mexico. Vol. 2, Apocrita (Aculeata),* Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
MÓCZÁR L., 1978. – New species and some remarks on the genus *Ceropales* Latreille (Hymenoptera: Ceropalidae). *Acta biologica Szeged,* **24** : 115-137.
—— 1986a. – Revision of the *fulvipes-, ruficornis-* and *variegata*-groups of the genus *Ceropales* Latreille (Hym., Ceropalidae). *Acta biologica Szeged,* **32** : 121-136.
—— 1986b. – Revision of the genus *Hemiceropales* Priesner, 1969 (Hymenoptera: Ceropalidae). *Acta Zoologica Hungarica,* **32** : 317-342.

MÓCZÁR L., 1987. – Revision of the *maculata* and *albicincta* groups of the genus *Ceropales* Latreille (Hymenoptera: Ceropalidae). *Acta Zoologica Hungarica,* **33** : 121-156.

—— 1988. – Revision of the subgenus *Priesnerius* Móczár (Hymenoptera, Ceropalinae). *Linzer biologische Beiträge,* **20** [1987] : 119-160.

—— 1989. – Revision of the *helvetica*-group of the genus *Ceropale*s Latreille (Hym.: Ceropalidae). *Beiträge zur Entomologie,* **39** : 9-61.

—— 1990. – Revision of the subgenus *Bifidoceropal*es Priesner of the genus *Ceropales* Latreille (Hymenoptera : Ceropalidae). *Acta Zoologica Hungarica,* **36** : 59-85.

—— 1991. – Supplement to the revision of the genus *Ceropales* Latreille, I (Hymenoptera, Ceropalidae). *Acta Zoologica Hungarica,* **37** : 67-74.

PITTS J. P., WASBAUER M. S. & DOHLEN C. D. von, 2006. – Preliminary morphological analysis of relationships between the spider wasp subfamilies (Hymenoptera: Pompilidae): revisiting an old problem. *Zoologica Scripta,* **35** : 63-84.

PRIESNER H., 1966. – Zur Kenntnis der Gattung *Episyron* (Hymenoptera, Pompilidae). *Bollettino dell' Istituto di Entomologia della Università di Bologna,* **28** [1965-1966] : 29-55.

—— 1967. – Studien zur Taxonomie und Faunistik der Pompiliden Oesterreichs. Teil II. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz,* 1967 : 123-140.

PRIESNER H., 1969. – Studien zur Taxonomie und Faunistik der Pompiliden Oesterreichs. Teil IV. *Naturkundlichen Jahrbuch der Stadt Linz,* 1969 : 77-132.

RADOSZKOWSKI O. J., 1889. – Révision des armures copulatrices des mâles de la famille Pompilidae. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou, N. S.,* 1888, **2** : 462-493, pl. XII-XV.

SALMAN K. A., 1929. – The external morphology of *Pepsis elegans* Lepeletier (Hymenoptera: Psammocharidae). *Transactions of the American Entomological Society,* **55** : 119-153.

SCOBIOLA-PALADE X., 1963. – Sur quelques Pompiloïdes, nouveaux ou rares, de la R. P. Roumanie. II[e] Note. *Travaux du Musée d'Histoire naturelle "Grigore Antipa*", **4** : 269-281.

SHIMIZU A., 1994. – Phylogeny and classification of the family Pompilidae (Hymenoptera). *Bulletin of Natural History, Tokyo Metropolitan University,* **2** : 1-142.

SHIMIZU A., WASBAUER M. S. & UJIIE M., 1998. – Taxonomic importance of the female apicoventral setae on hindtarsomere V of the Pompilidae (Hymenoptera), with special reference to phylogeny of the family. *Entomological Science,* **1** : 427-439.

SMISSEN J. van der, 2003. – Revision der europäischen und türkischen Arten der Gattung *Evagetes* Lepeletier 1845 unter Berücksichtigung der Geäderabweichungen. Mit zweisprachigem Schlüssel zur Determination (Hymenoptera : Pompilidae). *Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Heimatforschung zu Hamburg e. V.,* **42** : 1-253.

SNODGRASS R. E., 1941. – The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections,* **99** : 1-99, 33 pl.

TOWNES H., 1957. – Nearctic wasps of the subfamilies Pepsinae and Ceropalinae. *Bulletin of the U. S. National Museum,* **209** : 1-286.

WAHIS R., 1966. – Recherches systématiques sur les *Hemipepsis* indo-orientales et australiennes. VIII. Sur les espèces du sous-genre *Moropepsis* Banks, 1934 (Hymenoptera Pompilidae, Pepsinae). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique,* **42** (12) : 1-17.

—— 1986. – Catalogue systématique et codage des Hyménoptères Pompilides de la région ouest-européenne. *Notes fauniques de Gembloux,* **12** : 1-91.

—— 1991. – Sur deux espèces d'*Anoplius* (*s. str.*) : *A. tenuicornis* (Tournier, 1889) et *A. basalis* Dreisbach, 1950 (Hymenoptera : Pompilidae, Pompilinae). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie,* **17** : 113-117.

WOLF H., 1965. – Systematisches Verzeichnis der Wegwespen (Hym. Pompiloidea) Mittel- und Nordeuropas. *Nachrichten des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Aschaffenburg,* **72** : 1-38.

—— 1972. – Insecta Helvetica, Fauna, 5. Hymenoptera Pompilidae. *Schweizerische Entomologische Gesellschaft,* p. 1-176.

—— 1992. – Bestimmungsschlüssel für die Gattungen und Untergattungen der Westpaläarktischen Wegwespen (Hymenoptera : Pompilidae). *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins e. V.,* **17** : 45-119.
